

INTRODUCTION SUR LES HÔTES

I. — PHYLOGÉNIE DES MAMMIFÈRES ;
MÉTHODES D'ÉTUDE, RÉSULTATS, PROBLÈMES

PAR

R. HOFFSTETTER

Ces dernières années ont été marquées par une extraordinaire recrudescence des travaux consacrés à la phylogénie, recrudescence déclenchée par la diffusion (1966) du livre de W. Hennig sur la « Systématique phylogénétique ». En fait Hennig, sans méconnaître l'importance de l'anagénèse (changements évolutifs dans le temps), s'est spécialement intéressé à la cladogénèse (succession de branchements dans les lignées évolutives, d'où isolement reproductif de clades), son but étant de réaliser une classification strictement phylogénétique (ou, mieux, cladistique).

Cet objectif a provoqué des réactions passionnées, pour ou contre ; en effet une telle classification, théoriquement possible mais difficile en néontologie, devient à la limite utopique si l'on veut y inclure toutes les formes éteintes, notamment les groupes souches.

Cependant, l'œuvre essentielle de Hennig est une *méthode* (analyse cladistique) visant à édifier des hypothèses testables (sous forme de cladogrammes) concernant les relations phylogénétiques entre taxons. Sur ce point au moins, l'apport est indéniable et aurait dû recueillir un accord général. Hennig apporte une grande rigueur dans les définitions : caractères homologues ; états plésiomorphes (primitifs) et apomorphes (dérivés) ; synapomorphie (héritage par plusieurs taxons d'un caractère dérivé, à partir d'un ancêtre commun) ; groupes mono- para- et polyphylétiques ; groupes frères (issus d'une même dichotomie). Les démarches importantes sont la recherche des synapomorphies et la reconnaissance des groupes frères. Mais il est parfois difficile de distinguer synapomorphies, parallélismes et convergences, sans compter les problèmes posés par d'éventuelles réversions ; d'où des cladogrammes apparemment contradictoires qu'il faut tester. Pour cela les comparaisons doivent porter sur les divers caractères morphologiques (s.l.), mais aussi physiologiques, écologiques et éthologiques. On fait aussi appel à la caryologie (nombre, forme et structure des chromosomes), à l'immunologie (distances antigéniques) et à la biochimie (analyse séquentielle des protéines et de l'ADN). Enfin, la paléontologie fait connaître des fossiles (également soumis à l'analyse cladistique) qui illustrent des lignées ancestrales ou collatérales et aussi des groupes éteints ; leur distribution apporte des contraintes à la construction d'arbres phylogénétiques et permet de restituer l'histoire des groupes dans le temps et dans l'espace.

La parasitologie, elle aussi, peut et doit jouer son rôle dans de telles recherches. Hennig le reconnaît, mais reste assez réservé. Il n'admet pas la généralité de la « règle de Fahrenholz » énoncée par Eichler, selon laquelle la cladogénèse des parasites se calquerait sur celle des hôtes. La prudence s'impose, en effet. Une modification de l'hôte ne provoque pas nécessairement un changement chez le parasite ; elle peut même entraîner simplement un abandon de la part de ce dernier. De plus un parasite peut parfois passer d'un hôte à un autre, même si ceux-ci sont très éloignés phylogénétiquement.

Même dans les meilleurs cas, une fausse interprétation peut résulter d'une connaissance erronée

de la phylogénie du groupe parasite, phylogénie qui doit être établie avec la même rigueur que celle des hôtes. A titre d'exemple, Hennig discute le travail de Rubtsov (1939) sur les Diptères Gasterophilidae dont trois genres (*Gasterophilus*, *Gyrostigma* et *Cobboldia*) parasitent respectivement les Équidés, les Rhinocéros et les Éléphants ; il montre que plusieurs interprétations sont possibles. Des discussions comparables, parfois même plus argumentées, apparaissent dans les travaux des parasitologues, notamment ceux émanant du Laboratoire du Professeur Chabaud. Mais on y trouve aussi des cas exemplaires, en particulier l'étude des Nématodes parasites des Rongeurs hystricognathes (Caviomorphes néotropicaux et Phiomorphes afro-asiatiques). La distribution des Heligmosomes (M.-C. Durette-Desset 1971) et celle des Oxyures du genre *Evaginuris* (J.-C. Quentin 1973) apportent un solide appui à la légitimité du taxon Hystricognatha et à l'hypothèse (fondée sur l'anatomie comparée, la paléontologie et la paléobiogéographie) selon laquelle les Caviomorphes sud-américains s'enracinent dans les Phiomorphes africains, les fondateurs ayant traversé, grâce à des radeaux naturels, l'Atlantique encore peu élargi, vers la fin de l'Éocène (env. — 40 M.A.) (voir publications Lavocat et Hoffstetter).

Mais il est évident que cette méthode parasitologique a des limites et qu'elle peut achopper devant des groupes par trop divergents. Ainsi il est pratiquement certain que, dans la faune actuelle, les Oiseaux et les Crocodiles sont deux groupes frères, puisque seuls survivants des Archosauuriens ; mais leur physiologie et leur mode de vie sont si différents qu'il serait illusoire d'espérer pouvoir démontrer, par la parasitologie, que les Crocodiles sont phylogénétiquement plus proches des Oiseaux que des Lézards !

Quoi qu'il en soit, la parasitologie est très loin d'avoir épuisé ses possibilités dans ce domaine. Il est même probable qu'un recensement systématique des connaissances déjà acquises (mais dispersées et non connues du profane) permettrait de résoudre bien des problèmes, surtout ceux qui concernent les groupes d'hôtes où les recherches phylogénétiques sont le plus avancées : c'est le cas des Vertébrés et surtout des Mammifères, qui ont fait l'objet de travaux pluridisciplinaires.

On trouvera ci-après un très bref aperçu des résultats généraux et de quelques problèmes relatifs à la phylogénie des principaux groupes de Mammifères actuels (seuls accessibles au parasitologue). Cet aperçu, qui pourrait être beaucoup plus développé, n'a aucune prétention, mais peut-être orienterait-il quelques recherches ? Selon les cas, les spécialistes de parasites pourront, en ce qui concerne la phylogénie des Mammifères, tester les limites de leurs possibilités, apporter des arguments dans le choix des hypothèses, ou faire quelque suggestion lorsqu'aucune solution n'est en vue.

MARSUPIAUX

Avant que ne renaissent les concepts mobilistes en paléogéographie, on admettait généralement, à la suite de Matthew et de Simpson, que l'Australie et l'Amérique du Sud avaient été peuplées indépendamment par des Marsupiaux originaires de Laurasie (Eurasie et Amérique du Nord). Cette hypothèse n'est plus soutenable dans l'état actuel de nos connaissances paléontologiques et paléogéographiques. Les Marsupiaux et Placentaires apparaissent comme deux groupes frères, différenciés par ségrégation géographique due à l'ouverture progressive des Océans Indien et Atlantique ; de ce fait, les deux groupes ont évolué séparément depuis plus de 110 M.A. (130 M.A. selon les biochimistes Air *et al.* 1971). L'essentiel de l'histoire des Marsupiaux a eu lieu dans la « guirlande » de continents formée par l'Australie (+ Nouvelle-Guinée), l'Antarctide et les Amériques Sud et Nord (cf. Hoffstetter 1970-1976). Il en résulte que, dans la faune actuelle, les Marsupiaux australo-papous et néotropicaux sont beaucoup plus proches phylogénétiquement qu'on ne l'a cru. Les Mallophages parlent dans le même sens (Vanzolini & Guimarães 1955). On a aussi invoqué la distribution du Cestode *Linstowia* (d'ap. Spasski 1951), mais, selon les spécialistes, un contrôle est nécessaire. Il serait souhaitable que soit reprise dans son ensemble la question des parasites (ecto- et endo-) des Marsupiaux dans cette optique.

Parmi les Marsupiaux carnassiers, le Loup de Tasmanie (*Thylacinus*) pose un problème : par certains caractères, il apparaît plus proche des Borhyaenidae fossiles sud-américains que des Dasyluridae australiens. Résulte-t-il d'une migration tardive d'origine sud-américaine ? ou est-ce un Dasylu-

ridé qui aurait acquis par convergence des caractères de Borhyaenidae ? Les parasites de *Thylacinus* apportent-ils des éléments de discussion ?

Notons enfin que la parasitologie pourrait peut-être projeter quelque lumière sur les relations phylogénétiques de certains groupes assez isolés dans la faune actuelle : Caenolestidae sud-américains et Peramelidae (Bandicoots) australiens.

« INSECTIVORES »

Parmi les Placentaires, l'ancien « ordre » des « Insectivores » est à présent démembré. Il inclut évidemment le groupe souche éteint (Proteutheria dans la nomenclature actuelle) où s'enracinent les « Insectivores » modernes et les autres ordres de Placentaires.

Dans les « Insectivores » modernes, on a depuis longtemps distingué les Lipotyphla, dépourvus de cæcum ; parmi ceux-ci, l'ensemble des Erinaceidae (Hérissons), Talpidae (Taupes) et Soricidae (Musaraignes) est considéré comme un groupe naturel, essentiellement laurasiatique. En revanche, certaines formes africano-malgaches (Tenrecidae, Chrysochloridae) et antillaises (Solenodontidae), bien qu'elles soient aussi dépourvues de cæcum, se singularisent par le type zalambdodonte de leurs molaires. Les opinions restent partagées à leur sujet, selon que l'on considère leur « zalambdodontie » comme un caractère dérivé (le plus probable) ou primitif.

Quant aux « Insectivores » munis d'un cæcum (Menotyphla des anciennes classifications), ils constituent un ensemble hétérogène où l'on distingue, comme groupes actuels : les Macroscelidea (Musaraignes à trompe), les Dermoptera (Galéopithèques) et les Scandentia (Tupaïidae), les deux derniers pouvant s'enraciner au voisinage des Primates (voir plus loin).

Il y a dans tout cela un ensemble hétérogène où la parasitologie pourrait être utile.

CHIROPTÈRES

L'origine des Chiroptères est encore assez obscure. Ce sont évidemment des « Insectivores » volants, mais les plus anciens fossiles connus (Éocène) sont déjà de vraies Chauves-Souris. Sur des bases anatomiques, Gregory (1910) a proposé de réunir en un même superordre (Archonta) les Primates, les Tupaïidae, les Dermoptères et les Chiroptères. Une analyse cladistique conduit des auteurs modernes (McKenna, 1975 ; Szalay 1977) à adopter cette même opinion. En revanche les immunologistes (Goodman, Sarich) reconnaissent la proximité des trois premiers groupes, mais en séparent complètement les Chiroptères.

À l'intérieur de l'ordre, une coupure marquée sépare les Mégachiroptères (Pteropidae = Roussettes) des Microchiroptères, ces derniers ayant subi une importante radiation (4 superfamilles, 16 familles) (cf. Van Valen 1979). Ici encore, un tableau parasitologique détaillé rendrait service.

PRIMATES

Les auteurs s'accordent à considérer les Primates comme un groupe naturel (monophylétique), en en excluant les Tupaïidae (qui apparaissent comme le groupe frère dans la faune actuelle). Trois groupes bien tranchés figurent dans la faune moderne : ce sont les Strepsirhini (Lémuriens et Ayeaye de Madagascar, Pottos et Galagos d'Afrique et Loris d'Asie tropicale), les Tarsiers (Iles du SE asiatique) et les Simiiformes (Singes et Hommes). Il semble que ce soit là l'ordre dans lequel ils se sont séparés et différenciés, à partir d'un tronc commun. En effet, l'anatomie comparée (analyses cladistiques) et la biochimie (immunologie, hémoglobine) font apparaître les Strepsirhini comme le groupe frère des Haplorhini (Tarsiers et Simiiformes), et les Tarsiers comme celui des Simiiformes. Une analyse plus détaillée conduit à des cladogrammes montrant les relations réciproques des superfamilles, familles et sous-familles (cf. Hoffstetter 1972-1979). Sans aucun doute les Primates sont l'ordre le plus étudié

parmi les Mammifères (voir Szalay & Delson 1979). Cependant, quelques points alimentent encore des controverses.

Dans la faune malgache, les petits Lémuriformes de la famille des Cheirogaleidae (*Microcebus*, *Cheirogaleus* et *Phaner*) partagent avec les Lemuroidea avérés de nombreux caractères (au point qu'ils ont été longtemps admis comme une simple sous-famille des Lemuridae); mais d'autres traits (présence d'une « carotide antérieure » notamment) évoquent les Lorisioidea afro-asiatiques et surtout les Galagos. En sorte que, selon les auteurs, les Cheirogaleidae sont rattachés à l'une ou l'autre superfamille, avec, comme conséquence, d'importantes répercussions paléobiogéographiques (nombre et sens des migrations qui ont dû intervenir entre l'Afrique et Madagascar).

Alors que l'Aye-aye (*Daubentonia*) apparaît comme le Primate le plus aberrant de la faune malgache, classiquement admis comme une superfamille propre, l'interprétation de ses caractères dentaires (morphologie et éruption) a conduit certains auteurs modernes à le regrouper avec les Indriidae et à opposer l'ensemble résultant aux Lemuridae. Les immunologistes et bien des anatomistes restent en désaccord!

Les Singes de l'Ancien Monde (Catarrhiniens) et ceux du Nouveau Monde (Platyrrhiniens) constituent apparemment un groupe naturel, confirmé par l'analyse cladistique et la biochimie. Cependant, ils sont attestés respectivement en Afrique et en Amérique du Sud dès le début de l'Oligocène, tandis qu'aucun Singe n'est connu en Laurasie avant le Miocène. D'où deux hypothèses possibles: ou bien les deux groupes se sont différenciés indépendamment à partir de souches « prosimiennes » eurasiatiques et nord-américaines (ce qui impliquerait une accumulation invraisemblable de parallélismes); ou bien les Platyrrhiniens sont une branche originaire d'Afrique, qui aurait colonisé l'Amérique du Sud (migration transatlantique par radeaux naturels) vers la fin de l'Éocène (env. — 40 M.A.). Cette dernière hypothèse trouve des appuis dans la découverte en Afrique de Singes oligocènes très proches des Platyrrhiniens. Elle concorde d'autre part avec l'estimation, par les immunologistes, de l'ancienneté du dernier ancêtre commun des deux groupes de Singes. Du point de vue parasitologique, elle trouve apparemment un appui dans les documents présentés par Cameron (1960), mais ceux-ci sont discutables ou erronés (Chabaud et Quentin, *in* Hoffstetter 1971); cependant, d'après Chabaud (*ibid.*), les Subuluridae parlent bien en faveur du caractère naturel (monophylétique) des Simiiformes, car le genre *Primasubulura* parasite les Singes (avec deux sous-genres respectivement inféodés aux Catarrhiniens et aux Platyrrhiniens), tandis que ce sont d'autres genres qui infestent les Lémuriformes (*Subulura*) et les Tarsiens (*Tarsisubulura*). D'autres groupes parasites pourraient peut-être renforcer ces indications.

CARNIVORES (incl. « PINNIPÈDES »)

Les Carnivores sont aussi un groupe très étudié. Ils dérivent des Miacidae (Paléocène-Éocène) et ont supplanté les Créodontes. Essentiellement laurasiatiques, ils n'ont colonisé que tardivement l'Afrique et Madagascar d'une part, l'Amérique du Sud d'autre part.

Les formes terrestres (FISSIPÈDES) comprennent deux divisions majeures, englobant 7 familles actuelles: « Arctoidea » (Mustelidae, Canidae, Procyonidae, Ursidae) et « Aeluroidea » (Viverridae, Felidae, Hyaenidae). Malgré les nombreux travaux déjà réalisés, divers problèmes subsistent.

La faune malgache comprend des Viverridae indiscutables (venus d'Afrique) et un genre très curieux, *Cryptoprocta*, interprété soit comme un Félide (hypothèse peu probable), soit plutôt comme un Viverridé ayant acquis un faciès félinéide (en l'absence de Félines sauvages à Madagascar).

Parmi les Felidae, la plupart des zoologistes placent dans un genre (*Leo* = *Panthera*) l'ensemble Lion, Tigre, Léopard, Panthère, Once et Jaguar, distinct du genre *Felis* (Chats divers, Lynx, Ocelot, Yaguarundi, Puma...). D'autres préconisent soit un regroupement, soit une fragmentation extrême de ces deux ensembles.

Le Guépard (*Acinonyx*), coureur à griffes non rétractiles, est généralement placé assez à part. Cependant la structure des chromosomes conduit J. de Grouchy (1974) à rapprocher le Guépard du

genre *Leo*, dont il se distingue par une inversion chromosomique : noter qu'on pourrait tout aussi bien le rapprocher du Puma, dont il ne diffère (sur la même base) que par une autre inversion !

Parmi les Canidae, Simpson (1945) a revalidé une sous-famille des Simocyoninae réunissant les genres actuels *Lycan* (Afrique), *Cuon* (Asie) et *Speothos* (Amérique du Sud) et divers fossiles, chez lesquels on observe une même spécialisation de la carnassière. Comme Simpson l'envisageait lui-même, il s'agit d'un groupement artificiel de formes convergentes.

Les Pandas asiatiques ont de tout temps défié les taxonomistes. On n'admet plus aujourd'hui la légitimité de leur regroupement. Le petit Panda (*Ailurus*) est possiblement un Procyonidé, mais des doutes demeurent ; on a retrouvé un genre voisin (*Parailurus*) dans le Pliocène, en Europe d'abord, puis, tout récemment (Tedford & Gustafson 1977), en Amérique du Nord, illustrant une ancienne extension laurasiatique. Le Grand Panda (*Ailuropoda*) a aussi été placé dans les Procyonidae ; les travaux récents le rapprochent des Ursidae et plus précisément des genres fossiles *Agriotherium* et *Indarctos* (Miocène sup. d'Asie) ; on en fait une sous-famille des Ursidae, ou une famille particulière (*Agriotheriidae* ou *Ailuropodidae*) : voir Chorn & Hoffman 1978 ; Thenius 1979 ; Hendeby 1980.

Mais le problème le plus sérieux concerne les formes adaptées à la vie marine, classiquement placées dans un sous-ordre particulier (PINNIPÈDES). L'analyse cladistique conduit à distinguer deux ensembles : les Phoques et Éléphants de mer dériveraient des Mustelidae, tandis que les Otaries et les Morses s'enracineraient dans les Ursidae (Tedford 1976) ou dans les Canidae (R. J. G. Savage 1977). Cette nouvelle conception condamne le taxon Pinnipèdes (diphylétique) et conduit à inclure les deux constituants dans des superfamilles distinctes de l'ordre Carnivora.

ONGULÉS (s.l.)

Bien que le terme soit discutable, on est en droit de rassembler sous le nom d'Ongulés un ensemble apparemment monophylétique qui s'enracine dans les, ou au voisinage immédiat des Condylarthers fossiles, mais la phylogénie de cet ensemble est particulièrement difficile à débrouiller. A tel point que McKenna (1975), dans sa récente classification des Mammifères, a renoncé à ordonner phylogénétiquement les constituants de son « grandorder » Ungulata (dans lequel il inclut 19 ordres, dont les Cétacés).

Classiquement, on réunit sous le nom de PÉNONGULÉS (= SUBONGULÉS) des groupes apparemment très différents, dont trois seulement (tous d'origine africaine) survivent aujourd'hui : Proboscidiens, Siréniens et Hyracoides. Les deux premiers sont certainement apparentés (groupes frères ?), malgré leur mode de vie et leurs adaptations : à cet égard, l'étude du fossile *Moeritherium* (Éocène-Oligocène d'Afrique) est convaincante. En revanche les Hyracoides (Damans) restent très problématiques quant à leurs relations précises ; de sorte que toute information les concernant serait la bienvenue.

Les PÉRISSODACTYLES sont aujourd'hui en très forte régression. Ils ne comprennent que les Tapirs (un seul genre, à habitat disjoint), les Rhinocéros (4 genres) et les Équidés (un genre). Les relations entre ces trois groupes sont assez claires, grâce d'ailleurs aux fossiles. Mais les rapports précis entre les divers Équidés (Caballins, Asiniens, Zébrins), tous membres du grand genre *Equus*, restent obscurs.

Au contraire des précédents, les ARTIODACTYLES sont encore en pleine expansion. On y distingue trois grands groupes : Suiformes (Cochons et Hippopotames), Tylopoïdes (Camélidés) et Ruminants (Chevrotains, Cervidés, Girafidés, Antilocapridés et Bovidés), dont l'histoire est assez bien connue dans ses grandes lignes (toujours grâce à la paléontologie). Mais la phylogénie des familles buissonnantes (Cervidés, avec 16 genres actuels, et surtout Bovidés, qui comptent encore 53 genres vivants) est presque indéchiffrable.

GLIRES (RONGEURS ET LAGOMORPHES)

D'abord réunis en une même cohorte (Glires), les Rongeurs et les Lagomorphes ont été ensuite considérés comme très éloignés phylogénétiquement, et McKenna (1975) place encore les Rongeurs dans une cohorte *incertae sedis* ! Les récentes découvertes dans le Paléocène de Chine (Li, 1977) incitent au contraire à leur rechercher une origine commune dans les Anagalida (Proteuthériens) de l'Est asiatique.

L'histoire des Lagomorphes (Léporidés et Ochotonidés = Lagomyidés) est aujourd'hui connue de façon satisfaisante.

Au contraire, les Rongeurs (avec 30 familles actuelles et d'innombrables espèces), pourtant très étudiés par de nombreux spécialistes, posent de multiples problèmes même au niveau des relations suprafamiliales. Il semble que leur radiation ait été d'emblée explosive, de sorte que les arbres phylétiques proposés évoquent la taille dite « en palmette », selon l'expression de R. Lavocat. Le cas des Hystricognathes a déjà été évoqué, comme exemplaire. Un autre groupe, celui des Myomorphes est assez bien circonscrit, mais extraordinairement buissonnant, à un degré inconnu ailleurs. Les Sciuromorphes sont sans doute hétérogènes (ils incluent des groupes rapprochés par des symplésiomorphies). Et finalement, divers groupes alimentent encore des débats et restent *incertae sedis* dans les classifications : ce sont notamment (pour nous en tenir toujours aux familles actuelles) les Castoridés (pentalophodontes non hystricomorphes) et aussi les Cténodactylidés, Anomaluridés et Pédétidés (hystricomorphes non hystricognathes). Une approche pluridisciplinaire est ici particulièrement souhaitable.

« ÉDENTÉS »

On a rassemblé autrefois les divers Placentaires édentés ou « mal dentés » dans un grand super-ordre, aujourd'hui démembré.

Les XÉNARTHRES néotropicaux forment le groupe majeur, le seul qui ait réalisé une véritable radiation. Ils sont aujourd'hui représentés par des Tatous (9 genres), des Fourmiliers (3 genres) et des Paresseux arboricoles (2 genres), illustrant autant de types biologiques originaux, à régime alimentaire varié (omnivore, myrmécophage et phyllophage). Mais les fossiles étaient encore plus extraordinaires, incluant en particulier de singuliers herbivores (Gravigrades et Glyptodontes) dont certains ont atteint des tailles gigantesques. Malgré cette diversité, il s'agit d'un ensemble naturel, comme le démontrent diverses synapomorphies (xénarthrie, union sacro-ischiatique...). Mais en outre les Xénarthres sont remarquables par la rétention de nombreux caractères primitifs, certains uniques chez les Placentaires, ce qui oblige à les insérer très tôt sur le tronc commun (Proteuthériens) de ces derniers ; sans doute en représentent-ils un des tout premiers rameaux. Ils dérivent probablement d'une souche nord-américaine, celle même qui aurait donné localement les Paléanodontes (éteints à l'Oligocène), tandis que le groupe frère émigrerait en Amérique du Sud pour s'y différencier en Xénarthres. Ceux-ci ont occupé une place importante dans les biocénoses sud-américaines. Ils ont même réussi à coloniser les Grandes Antilles (par mer) et l'Amérique du Nord (par mer d'abord, puis par l'isthme de Panama). En ce qui concerne la parasitologie, M.-C. Durette-Desset (1971) décrit une lignée d'Heligmosomes, les Moennigiinae, que l'on ne connaît que chez les Xénarthres (Tatous et Fourmiliers) ; il serait intéressant de savoir s'ils parasitent aussi les Paresseux ; leur éventuelle absence pouvant d'ailleurs être liée au régime alimentaire (phyllophage), très différent.

Les Pangolins (PHOLIDOTES) ont longtemps été regroupés avec les précédents. Et même R. Emry (1970) proposait d'y inclure les Paléanodontes. En fait, la découverte récente d'un véritable Pangolin, *Eomanis*, déjà bien différencié, dans l'Éocène moyen d'Allemagne (G. Storch, 1978) oblige à reconsidérer les conclusions antérieures. Manifestement, par leurs caractères et par leur paléobiogéographie, les Pangolins constituent un ordre distinct (Pholidota), originaire du Vieux Monde où il s'est largement répandu. Il se peut même qu'il ait pénétré en Amérique du Nord à l'Oligocène (*Patriomanis ameri-*

canus décrit par Emry et maintenu par Storch dans les Pholidotes). Mais il ne présente pas de parenté étroite avec les Paléanodontes, ni avec les Xénarthres.

Les Oryctéropes (TUBULIDENTÉS), aujourd'hui exclusivement africains, ont atteint autrefois l'Eurasie et Madagascar. Ils sont très différents des divers groupes précédents. Paléontologiquement, ils restent très isolés car on ne connaît pas les formes non spécialisées qui les ont précédés. Leur anatomie suggère une parenté lointaine avec les Ongulés (voir Patterson, 1975).

BIBLIOGRAPHIE

- AIR, G. M., E. O. P. THOMPSON, B. J. RICHARDSON & G. B. SHARMAN, 1971. — Amino-acid sequences of Kangaroo myoglobin and haemoglobin and the date of Marsupial-Eutherian divergence. *Nature*, 229 : 391-394.
- CAMERON, T. W. M., 1960. — Southern intercontinental connections and the origin of the Southern Mammals. In : *Evolution, its Science and Doctrine*, Univ. Toronto Press : 79-89.
- CHORN, J. & R. S. HOFFMANN, 1978. — Ailuro-poda melanoleuca. *Mammalian Species*, 110 : 6 p.
- DURETTE-DESSET, M.-Cl., 1971. — Essai de classification des Nématodes Héligmosomes. Corrélations avec la paléobiogéographie des hôtes. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, nlle sér., A, LXIX : 126 p.
- EMRY, R. J., 1970. — A North american Oligocene Pangolin and other additions to the Pholidota. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 142 (6) : 455-510.
- GROUCHY, J. de, 1974. — L'évolution des chromosomes. *La Recherche*, V (44) : 325-336.
- HENDEY, Q. B., 1980. — *Agriotherium* (Mammalia, Ursidae) from Langebaanweg, South Africa, and relationships of the genus. *Annls S. Afri. Mus.*, 81 (1) : 109 p.
- HENNIG, W., 1966. — Phylogenetic systematics. 1. vol., *Univ. Illinois Press*, Chicago.
- HOFFSTETTER, R., 1970. — L'histoire biogéographique des Marsupiaux et la dichotomie Marsupiaux-Placentaires. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 271, sér. D : 388-391.
- HOFFSTETTER, R., 1972. — Données et hypothèses concernant l'origine et l'histoire biogéographique des Marsupiaux. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 274, sér. D : 2635-2638.
- HOFFSTETTER, R., 1972. — Origine et dispersion des Rongeurs Hystricognathes. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 274, sér. D : 2867-2870.
- HOFFSTETTER, R., 1972. — Le peuplement mammalien de l'Amérique du Sud. Rôle des continents austraux comme centres d'origine, de diversification et de dispersion pour certains groupes mammaliens. *Anais Acad. Brasil. Ciênc.* 43 (supl.) : 125-144.
- HOFFSTETTER, R., 1972. — Relationships, origins and history of the Ceboid Monkeys and Caviomorph rodents : a modern reinterpretation. *Evol. Biol.*, VI : 323-347.
- HOFFSTETTER, R., 1974. — Phylogeny and geographical deployment of the Primates. *Journ. Human Evol.*, 3 : 327-350.
- HOFFSTETTER, R., 1975. — Les Marsupiaux et l'histoire des Mammifères : aspects phylogéniques et chorologiques. *Coll. Intern. C.N.R.S.* n° 218 : 591-610.
- HOFFSTETTER, R., 1976. — Histoire des Mammifères et dérive des continents. *La Recherche*, 7 (64) : 124-138.
- HOFFSTETTER, R., 1976. — El origen de los Caviomorpha y el problema de los Hystricognathi (Rodentia). *Actas 1º Congr. Argent. Pal. Bioestr.*, Tucumán 1974, II : 505-528.
- HOFFSTETTER, R., 1977. — Primates : filogenia e historia biogeográfica. *Studia Geologica*, XIII : 211-253.
- HOFFSTETTER, R., 1977. — Phylogénie des Primates. Confrontation des résultats obtenus par les diverses voies d'approche du problème. *Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris*, sér. XIII (4) : 327-346.
- HOFFSTETTER, R., 1979. — Controverses actuelles sur la phylogénie et la classification des Primates. *Bull. et Mém. Soc. Anthropol. Paris*, sér. XIII (6) : 305-332.
- HOFFSTETTER, R., 1980. — Origin and deployment of New World monkeys emphasizing the Southern continents route. In : *Evolutionary Biol. of the New World Monkeys and continental Drift*, Chiarelli & Ciochon, Eds, art. 5 : 103-122, *Plenum Press*, New York & London.

- HOFFSTETTER, R. & R. LAVOCAT, 1970. — Découverte dans le Déséadien de Bolivie de genres pentalophodontes appuyant les affinités africaines des Rongeurs Caviomorphes. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 271, sér. D : 172-175.
- LAVOCAT, R., 1969. — La systématique des Rongeurs Hystricomorphes et la dérive des continents. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 269, sér. D : 1496-1497.
- LAVOCAT, R., 1976. — Rongeurs Caviomorphes de l'Oligocène de Bolivie. II. Rongeurs du Bassin déséadien de Salla-Luribay. *Palaeovertebrata*, 7 (3) : 15-90.
- LI CHUAN-KUEI, 1977. — Paleogene Eurymyloids (Anagalida, Mammalia) of Qianshan, Anhui. *Vert. Palaeoasiatica*, XV (2) : 103-118.
- McKENNA, M. C., 1975. — Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In : Phylogeny of the Primates, Luckett & Szalay, Eds. : 21-46, *Plenum Press*, New York & London.
- PATTERSON, B., 1975. — The fossil Aardvarks (Mammalia : Tubulidentata). *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 147 (5) : 195-237.
- QUENTIN, J. C., 1973. — Affinités entre les Oxyures parasites de Rongeurs Hystricidés, Erethizontidés et Dinomyidés. Intérêt paléobiogéographique. *C. r. Acad. Sci. Paris*, 276, sér. D : 2015-2017.
- RUBYZOV, J. A. K., 1939. — On the evolution of bot-flies (Gastrophilidae) in connection with the history of their hosts. *Zool. J.*, 18 : 669-684.
- SAVAGE, R. J. G., 1977. — Evolution in carnivorous mammals. *Palaeontology*, 20 (2) : 237-271.
- SIMPSON, G. G., 1945. — The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 85 : xvi + 350 p.
- SPASSKI, A. A., 1951. — Anoplocephalate tapeworms of domestic and wild animals. Essentials in cestology. *Acad. Sci. U.S.S.R.*, Moscou, 1 : xii + 783 p.
- STORCH, G., 1978. — *Eomanis waldi*, ein Schuppentier aus dem Mittel-Eozän der « Grube Messel » bei Darmstadt (Mammalia : Pholidota). *Senckenb. Lethaea*, 59 (4/6) : 503-529.
- SZALAY, F. F., 1977. — Phylogenetic relationships and a classification of the Eutherian Mammalia. In : Hecht et al., Eds. Major patterns in Vertebrate Evolution : 315-374, *Plenum Press*, New York.
- SZALAY, F. F. & E. DELSON, 1979. — Evolutionary history of the Primates, 1 vol. : 580 p., Acad. Press, New York, London.
- TENFORD, R. H., 1976. — Relationships of Pinnipeds to other Carnivores (Mammalia). *Syst. Zool.*, 25 (4) : 363-374.
- TENFORD, R. H. & E. P. GUSTAFSON, 1977. — First North American record of the extinct panda *Parailurus*. *Nature*, 265 (5595) : 621-623.
- TRENIUS, E., 1979. — Die taxonomische und stammesgeschichtliche Position des Bambusbären (Carnivora, Mammalia). Gebiss-Analyse und Fossildokumentation. *Anz. math.-nat. Kl. Österr. Akad. Wissensch.*, Jahrg. 1979 (1) : 67-78.
- VAN VALEN, L., 1979. — The evolution of bats. *Evol. Theory*, 4 : 103-121.
- VANZOLINI, P. E. & L. R. GUIMARÃES, 1955. — South American land Mammals and their lice. *Evolution*, IX (3) : 345-347.

II — RONGEURS MYOMORPHES : PROBLÈMES POSÉS

PAR

F. PETTER

CRICÉTIDÉS

Les premiers rongeurs cricétoïdes paraissent être nés à l'Éocène d'Amérique du Nord. La répartition des Cricétidés devient holartétique à l'Oligocène mais une radiation nord-américaine paraît avoir donné naissance sur place aux Cricétidés actuels d'Amérique du Nord (Hespéromyminés) ; quelques-uns